第27卷 第2期 昆虫学报 Vol. 27, No. 2
1984年5月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA May, 1984

棉铃虫的呼吸代谢

吴坤君 龚佩瑜
（中国科学院动物研究所）

摘要 棉铃虫的耗氧量随着幼虫的生长发育而增加。当发育状态基本相同时，在同一龄期内，幼虫耗氧量与虫体鲜重呈直线相关；在不同龄期之间，耗氧量则与虫体鲜重的0.97次方成正比。幼虫的代谢速率随着龄期的增加而稳定地降低。在20—35℃范围内，温度每升高10℃，幼虫的代谢速率约增加一倍。蛹期的代谢速率呈典型的"U"形曲线变化。从卵期及幼虫期到蛹期的呼吸商变动在0.75—0.96之间。

关键词 棉铃虫 呼吸代谢 氧消耗

棉铃虫 *Heliothis armigera* Hübner 是我国棉区的主要害虫之一，对棉花产量的威胁很大。关于棉铃虫的生物学、生理学和生态学的若干方面已有许多报道。呼吸代谢是昆虫的生理生态特性之一，它既受内在因素的控制，也受外部条件的影响（Keister 等，1964）。测定呼吸变动的规律不仅可以了解昆虫对摄取和同化物质的利用情况（Edwards，1953），而且还可为进一步研究它对营养物质中能量的分配和利用提供十分有用的资料（Wiegert，1976）。Edwards（1953）曾就各类昆虫呼吸的若干特点进行过详细的讨论，美洲棉铃虫 *H. zea* 的呼吸代谢亦已有报道（Edwards，1970）。本文着重报道我国棉铃虫 *H. armigera* 呼吸代谢的变动规律以及温度对代谢速率的影响。

材料和方法

用紫云英 *Astrogalus sinicus* L. 为主要成分的人工饲料（吴坤君，1979）连续饲养的棉铃虫作为供试虫源。用华氏呼吸计按标准检压程序（恩布赖特等，1961）测定耗氧量；呼吸瓶容积约15毫升，用0.3毫升10%的KOH吸收放出的CO_2。除进行不同温度处理外，饲养昆虫和测定呼吸时的温度均为29±1℃。卵期，每次用受精卵100粒测定1小时；1—3龄幼虫，每次分别用50条、4条和2条测定30分钟；4龄以上幼虫和蛹，均用单个虫体测定10—15分钟。幼虫期呼吸的测定，多在正常取食的情况下进行，饲料同前。除卵和1龄幼虫重复测定4次外，其它发育期均有8—10次重复，每次测定都设4个对照。在正式记录前，首先适应30分钟，过后将测得的数据换算成标准状况下的氧气体积，并以平均耗氧量（微升O_2/幼虫/小时）和平均代谢速率（M，微升O_2/毫克鲜重/小时）表示。

预备试验的结果表明，4龄以上幼虫和蛹的体积与虫体鲜重之间有着明显的直线关系。因此，由被测个体的鲜重可推知其体积，用以对呼吸瓶的常数作相应的校正。卵和3龄前幼虫的体积甚小，未作此种校正。

本文于1982年11月收到。

结 果 和 分 析

一、幼虫在一个龄期内的呼吸代谢

棉铃虫幼虫在每个龄期的发育过程中，呼吸代谢都出现相当大的变化。以 6 龄幼虫为例，在 29℃ 温度下，平均历期为 64 小时，从虫体鲜重和耗氧量的变化来看，大致可区分为三个阶段(图 1)。(1) 前期：最初 28 小时是快速生长期，幼虫鲜重增加约一倍，耗氧量增加二倍多，由于耗氧量增加的幅度远大于鲜重增加的幅度，因而导致 6 龄幼虫发育前

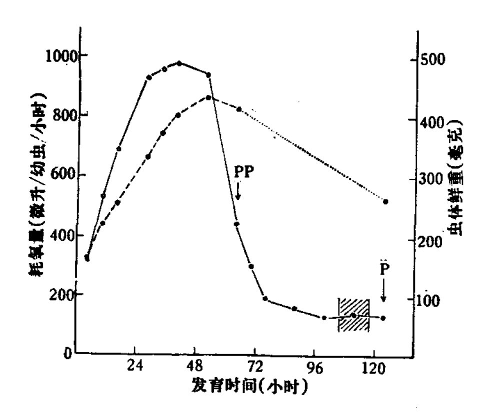


图 1　六龄幼虫发育期间的鲜重和耗氧量变化
pp 为预蛹，P 为蛹。两垂直线之间斜线部分表示化蛹期。



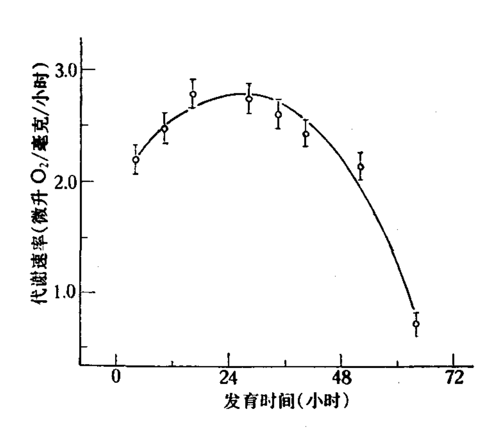


图 2　六龄幼虫发育期间代谢速率的变化，垂直线表示两倍标准误 ($\bar{x}$±S.E.)

期的代谢速率逐渐上升。(2) 中期：在紧接着的 24 小时内，幼虫经历了一个生长转折期，鲜重虽仍继续增加，但速度已大为降低，耗氧量先是略有上升，然后转为缓慢下降，所以代谢速率也开始降低。(3) 后期：6 龄幼虫发育的最后 12 小时，鲜重略有降低，耗氧量陡然下降，结果是代谢速率大幅度降低，此时大多数个体都开始建造蛹室，幼虫行为的变化和代谢速率的迅速下降，标志着预蛹期的开始。6 龄幼虫在发育过程中代谢速率的变化规律明显地呈现抛物线趋势(图 2)，并可配合下列方程式：

$$y = 1.9576 + 0.0668x - 0.0013x^2$$

式中：y = 代谢速率，x = 发育时间(小时)。从图 3 中可看出，5 龄幼虫发育期间的耗氧量亦有类似的变化。

二、整个幼虫期的呼吸代谢

在试验的条件下，棉铃虫的整个幼虫期平均历期 13.5 天，每龄约 2 天，预蛹期 3 天，从幼虫孵化到化蛹共经 16.5 天。棉铃虫幼虫的耗氧量随着它的生长发育而增加。幼虫在 3 龄以前，耗氧很少，然而，由于幼龄时虫体小，行动活泼，它们的代谢速率相当高 (图 3)，1 龄幼虫的活动性最强，代谢速率的波动也比较大 (6.28—10.04)，四次测定的平均值为 8.48 微升 O_2/毫克鲜重/小时。2 龄和 3 龄幼虫的活动性逐渐减小，代谢速率也逐渐降低。幼虫进入 4 龄以后，耗氧量明显增加，尤其在 6 龄幼虫的发育前期，耗氧量增加的幅度很大。幼虫在 4—6 龄期间的代谢速率，继续稳定地缓慢下降，例如，6 龄幼虫发育初期的代

谢速率约比 4 龄幼虫发育初期降低 30%。图 3 中代谢速率的变化曲线清楚地表明,在整个幼虫生长期间,代谢速率随着龄期的增加而稳定地下降,而且虫龄越小,相邻两个龄期之间的代谢速率相差越大;虫龄越大,这个差值就越小。例如,2 龄幼虫发育初期的代谢速率就比 1 龄幼虫低 30% 左右,而 6 龄幼虫发育初期的代谢速率只比 5 龄幼虫低 12%。

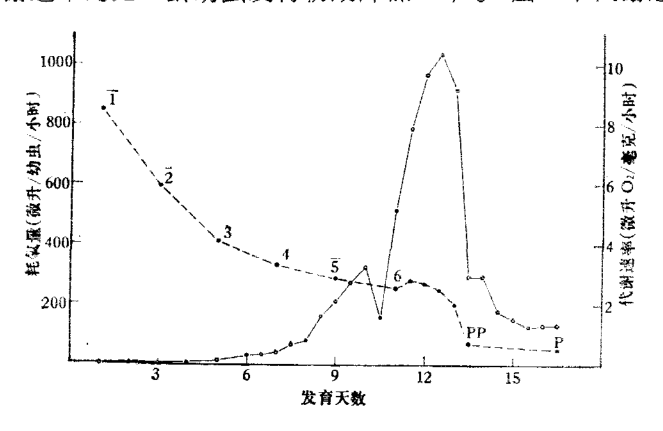


图 3 棉铃虫幼虫期的呼吸代谢

1—6 分别表示各龄初期; pp 为预蛹; p 为蛹。

○——○ 耗氧量, ●----● 代谢速率

三、幼虫耗氧量与鲜重的关系

由于棉铃虫幼虫在一个龄期的发育过程中耗氧量变化很大,尤其是在各龄的发育后期,耗氧量急剧下降,而虫体鲜重只有少量的降低(图 1,3),显

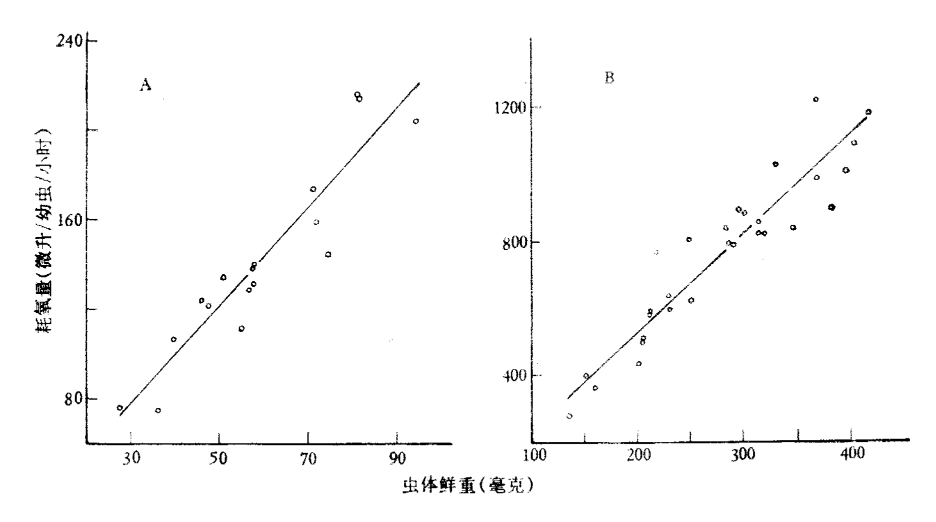


图 4 幼虫耗氧量与虫体鲜重的关系

A. 5 龄幼虫; B. 6 龄幼虫

然,不论是在同一龄期内还是在不同龄期之间,用处于不同发育状态的幼虫来分析耗氧量与鲜重的关系,都是不合适的。为此,我们测定了基本上处于相同发育状态(蜕皮后 8 小时内)但重量不同的 5 龄和 6 龄幼虫的耗氧量,结果表明,幼虫在这两个龄期的耗氧量与鲜重之间都明显地存在着直线关系(图 4),它们的回归方程分别为:

5 龄幼虫: $y = 2.2011x + 11.6087$

6 龄幼虫: $y = 2.9434x - 58.0482$

式中,$y =$ 耗氧量,$x =$ 鲜重(毫克)。t 测验表明,它们的回归系数与零的差异都是非常显著的 ($p < 0.01$),这两个回归系数之间的差异也是显著的 ($p < 0.05$)。

对同处于发育前期(蜕皮后 4 小时内)的 2—6 龄幼虫的呼吸资料的分析显示，不同龄期幼虫的耗氧量与鲜重（变化幅度分别在 2.2—808.4 微升/小时和 0.9—251.5 毫克之间）在双对数纸上呈直线趋势（图 5)，两者之间的关系可用方程式

$$\log y = 0.9672 \log x + 0.5251$$

表示，t 测验表明，它的回归系数与零的差异也是极显著的

$$(p < 0.01)。$$

这个方程式的指数表达形式

$$y = 3.3504 x^{0.9672}$$

(y = 耗氧量，x = 鲜重) 说明，在整个幼虫期间，耗氧量与鲜重的 0.97 次方成正比。

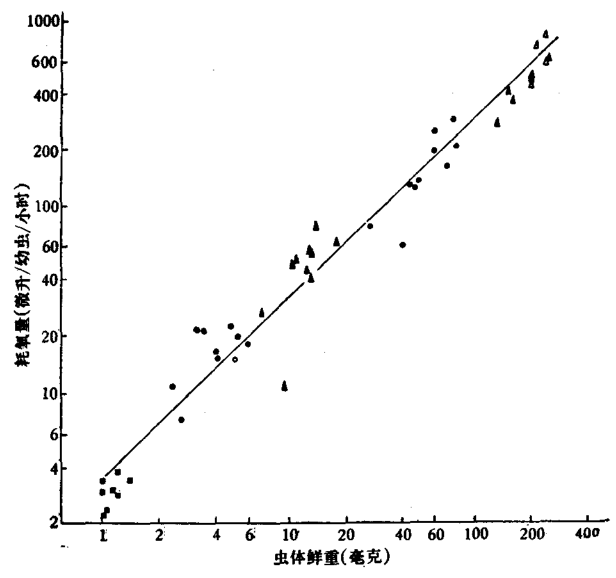


图 5　棉铃虫幼虫期耗氧量与虫体鲜重的关系

■ 2 龄　○ 3 龄　▲ 4 龄　● 5 龄　△ 6 龄

四、蛹和卵期的呼吸代谢

在试验的条件下，棉铃虫雌、雄蛹的平均历期各为 10 天和 11 天左右，在此期间，雌蛹鲜重平均降低 10.04%，雄蛹降低 10.46%，两者差异不大，所以在图 6 中用它们的平均鲜重表示。

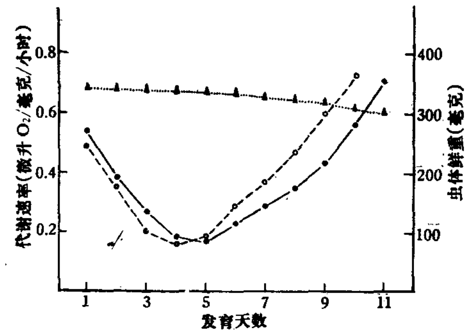


图 6　棉铃虫蛹期鲜重和代谢速率的变化

△----△ 虫体鲜重　○----○ 代谢速率(♀)

●——● 代谢速率(♂)

从图 6 可看出，棉铃虫蛹期的代谢速率呈现典型的“U”形曲线变化，与鲜重的变化无关。两性蛹在最初几天的代谢速率都是逐渐降低的，分别在第 4 天(雌蛹)和第 5 天(雄蛹)降到最低水平，此后代谢速率转为上升，在成虫羽化前达到最高水平。图 6 还表明，两性蛹在发育中、后期代谢速率出现的差异，主要由于雄蛹代谢速率开始升高的时间比雌蛹迟后了 1 天，如果从第 6 天起将雄蛹代谢速率的数值向左位移一天，则两性蛹在发育中、后期的代谢速率基本上处于同一水平。

棉铃虫的卵很小，在 29℃ 温度下，历期不到 3 天。在室内饲养时，成虫产的卵有一部分是未受精的，必须在次日方能鉴别受精与否。我们只测定了受精卵发育到第 2 天的耗氧量。四次测定的结果得出，每百粒卵的平均鲜重为 6.24 毫克，每小时耗氧量为 9.90 微升，平均代谢速率为 1.59 微升 O_2/毫克鲜重/小时。

五、呼吸商

同大多数昆虫一样，棉铃虫在发育过程中的呼吸商也是逐渐降低的。卵期的呼吸商平均为 0.96，表明利用的呼吸基质主要是碳水化合物。幼虫和预蛹期的呼吸商都在 0.90 左右；两性蛹的呼吸商十分接近，平均为 0.75，说明蛹期利用的呼吸基质基本上是脂肪，这

表 1 棉铃虫在不同发育期的粗脂肪含量

发育期	幼虫			蛹	
	4 龄	5 龄	6 龄	♀	♂
脂肪含量（%）	7.7±0.6	9.9±0.4	15.3±0.3	31.5±0.5	30.2±1.1

与对虫体粗脂肪含量的测定结果(表 1) 是一致的。棉铃虫幼虫进入 4 龄以后，脂肪含量逐渐增加，尤其是蛹的脂肪含量高达 30%，比 6 龄幼虫增加一倍。

六、温度对呼吸代谢的影响

昆虫的代谢速率随着温度的上升而升高，已是一个普遍的规律 (Keister 等，1964)。文献中常用指数方程 $M = ae^{bT}$ (M = 代谢速率，e 是自然对数的底，T = 绝对温度，a、b 为常数)来表示两者之间的关系，但对该方程式中常数 a 和 b 的生物学意义，尚无法解释 (Young，1979)。Calow (1979) 和 Young (1979) 认为，用 Arrhenius 方程

$$M = ae^{-\mu/RT}$$

来表示代谢速率与温度的关系更为合适，因为它是从热力学的角度来分析代谢速率对温度变化引起的反应，克服了上述指数方程表达式的缺点，即：M = 代谢速率；a 是与分子碰撞频率有关的常数；μ 代表活化能，与温度无关；R = 气体常数，T = 绝对温度。因此，我们采用 Arrhenius 图形来分析温度(20—35℃) 对棉铃虫 5、6 龄幼虫代谢速率的影响(图 7)。为了方便起见，纵坐标用代谢速率的对数，横坐标用 $\frac{1}{T} \times 10^3$。从图 7 中可以清楚地看出，幼虫在这两个龄期的代谢速率与温度的关系，都是直线关系，回归方程分别为：

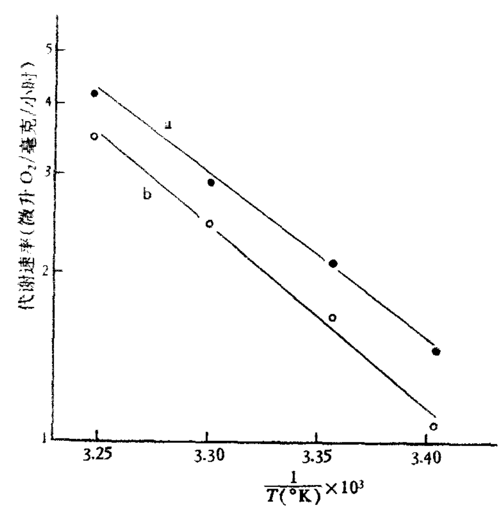


图 7 温度对棉铃虫幼虫呼吸速率影响的 Arrhenius 图
a. 5 龄 b. 6 龄

$$5\text{ 龄幼虫：} \log M = 9.6039 - 2.7651 \times \frac{1}{T} \times 10^3$$

$$6\text{ 龄幼虫：} \log M = 10.2650 - 2.9935 \times \frac{1}{T} \times 10^3$$

表 2 棉铃虫幼虫的 Q_{10}、活化能和常数 a

龄期	a	μ（千卡/克分子）	Q_{10}	
			20—30℃	25—35℃
5	3.6720×10^9	12.64	2.05	2.00
6	2.0278×10^{10}	13.69	2.17	2.12

式中：M = 代谢速率，T = 绝对温度（°K）。从这两个回归方程可以直接计算幼虫在相应龄期的 Q_{10} 和活化能（$\mu = 2.3R \times$ 回归系数，2.3 是对数转换值，R 是气体常数，等于 1.986 卡/克分子/°K）(Calow, 1977)。计算结果(表 2) 表明，棉铃虫 5 龄幼虫的活化能低于 6 龄幼虫；在试验的温度范围内，幼虫在这两个龄期的 Q_{10} 都接近于 2，即温度每升高 10℃，代谢速率约增加一倍，这与多数小型无脊椎动物的情况相似 (Wiegert, 1976)。

讨 论

棉铃虫的耗氧量随着幼虫的生长而增加，到 6 龄幼虫停止取食、进入预蛹期时，耗氧量陡然下降 (图 3)，类似的变动已在很多种昆虫中观察到 (Edwards, 1953; Keister 等, 1964)。文献中通常用"表面积定律"来解释这种现象，即：昆虫用气管系统通过体表与外界进行气体交换，随着幼虫的生长，虫体的表面积逐渐扩大，耗氧量也不断增加。由于虫体的表面积接近于其体积或重量的 2/3 次方，所以在理论上，昆虫的耗氧量应与其重量的 0.67 次方成比例，两者之间的关系可用下式表示：$y = ax^b$（y = 耗氧量，x = 重量，a、b 是常数）(Edwards, 1953)。按"表面积定律"，b 值应为 0.67。然而对若干种昆虫的研究结果表明，b 值的变异相当大。很多不全变态昆虫的耗氧量与鲜重的关系基本上符合"表面积定律"；而多数全变态昆虫的 b 值都接近于 1 (Edwards, 1953)。我们的研究表明，棉铃虫幼虫期的 b 值变动在 0.97—1.0 之间(图 4、5)，与多数全变态昆虫的情况是一致的。

棉铃虫的代谢速率随着幼虫的生长发育而稳定地下降 (图 3)，这种现象在昆虫中也相当普遍 (Edwards, 1970; Bauman 等, 1978; Baker 等, 1978; Ziser 等, 1979)。Keister 等 (1964) 认为，这可能是由于昆虫在生长过程中肠道内未被消化的食物不成比例地增加的缘故。对棉铃虫肠道内含物的分析(表 3) 表明，这些不参与呼吸代谢的物质占鲜重的百分比，确实随着幼虫的生长而上升，在 3—6 龄期间，这些物质的含量即增加 1.26 倍，与此同时，代谢速率则降低约 30%。然而，经过修正后(从幼虫鲜重减去肠道内含物后重新计算)，幼虫期代谢速率稳定地下降的趋势，并没有改变，只是降低的幅度有所缩小而已；幼虫在不同龄期的含水量也没有什么差异(表 3)。由此看来，肠道内含物不成比例地增加，虽是棉铃虫幼虫期代谢速率逐渐降低的原因之一，但并不是主要的原因，这一点在美洲棉铃虫中也已得到证实 (Edwards, 1970)。在饲养过程中，我们注意到，棉铃虫幼虫的活动性随着它们的生长发育而逐渐减小，幼龄幼虫，尤其是初孵的 1 龄幼虫，即使给予充足的饲料，也还是不停地爬动；而老龄幼虫，除了取食以外，一般很少有其它活动。有机体的一切生命活动都要消耗能量，从而也影响代谢速率。从这种行为活动的变化来看，幼虫在生长过程中代谢速率稳定地降低的现象，也许是棉铃虫固有的一种生理生态特性。

表 3 幼虫肠道内含物和含水量对代谢速率的影响

龄期	鲜重（毫克）	代谢速率（微升 O_2/毫克/小时）	肠道内含物（%）	水分含量（%）	代谢速率（修正后）
3	4.12±0.39	4.10±0.24	10.22±0.69	84.38±1.67	4.56
4	13.31±0.95	3.59±0.16	13.84±0.73	84.29±1.23	4.16
5	54.01±5.10	2.91±0.17	17.85±0.77	84.30±1.02	3.58
6	202.25±13.16	2.56±0.06	23.11±0.82	84.26±0.86	3.32

Edwards (1970) 曾经研究过美洲棉铃虫的呼吸代谢。经比较，发现棉铃虫和美洲棉铃虫在呼吸代谢方面有很多相似之处(表 4)。例如，它们在幼虫期的代谢速率都稳定地下降；两者在预蛹期和蛹期的代谢速率也比较接近；整个蛹期的代谢速率变化，都呈现典型的"U"形曲线等。这两种棉铃虫在呼吸代谢方面的主要差别是：棉铃虫整个幼虫期的代谢水平比美洲棉铃虫高；卵期的代谢速率相差也比较大(表 4)。这可能是种间的差异，也可能与测定的材料有关。Edwards 没有说明测定的卵是否都是受精卵，以及这些卵的确切发育期；我们测定的材料是经过一天发育的受精卵。昆虫卵在胚胎发育过程中，代谢速率有很大的变化(Edwards, 1953)。Edwards 并认为，在美洲棉铃虫的幼虫发育期中，耗氧量与鲜重都无相关性，而在棉铃虫幼虫期，耗氧量与鲜重呈明显的相关性(图 4、5)。产生此种差异的原因，可能是由于分析方法不同所致。前已述及，在测定耗氧量与鲜重的关系时，我们用的材料基本上是处于相同发育状态(包括在同一龄期内和不同龄期之间)的幼虫，因此，只有在这一前提下，两者之间的相关性才是显著的。由于幼虫在一个龄期的发育过程中，耗氧量并不总是与鲜重呈相关变化的，尤其是在每一龄的发育后期(即蜕皮前)，耗氧量的陡然降低就与鲜重的变化不成比例(图 1、2)。所以，如果不考虑各龄幼虫的实际发育状态，势必降低耗氧量与鲜重之间回归关系的显著性，甚至可使它们的回归系数与零的差异变得不显著。Edwards 很可能是采用了后一种分析方法，因而与我们的测定结果出现差异。周期性蜕皮是昆虫幼虫(或若虫)生长发育的一个共同特征，在每个龄期的发育过程中，上述耗氧量与鲜重变化的规律可能也有其普遍性，在分析两者关系时，考虑到上述生理条件无疑是十分重要的。

表 4 棉铃虫和美洲棉铃虫呼吸代谢的比较

发育期	卵	幼虫	预蛹	蛹
*H. zea** (30℃)	$M = 0.70$	耗氧量随着幼虫生长而增加；代谢速率随着龄期的增加而稳定地降低；肠道内含物对代谢速率有一定影响。	$M = 0.65$	$M = 0.23$(25℃) 代谢速率呈"U"形曲线变化，第 7—8 天开始上升。
H. armigera (29℃)	$M = 1.59$	耗氧量随着幼虫生长而增加；代谢速率随着龄期的增加而稳定地降低；肠道内含物对代谢速率有一定影响	$M = 0.37—0.82$	$M = 0.18—0.72$ 代谢速率呈"U"形曲线变化，第 5—6 天开始上升。

* 录自 Edwards (1970) 的资料。

参 考 文 献

吴坤君 1980 棉铃虫的人工饲料。昆虫知识 **17**(1): 36—7。
恩布赖特 W. W. 等(姚侃等译) 1961 检压技术。361 页。科学出版社。
Baker, J. E. et al. 1979 Respiratory metabolism during postembryonic development in the black carpet beetle. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **72**: 676—80.
Bauman, T. R. et al. 1978 Respiratory rates of the organ-pipe mud-dauber, *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecoidea). *Ann. Ent. Soc. Amer.* **71**: 869—75.
Calow, P. 1977 The joint effect of temperature and starvation on the metabolism of triclads. *Oikos* **29**: 87—92.
Edwards, G. A. 1953 Respiratory metabolism. pp. 96—146. In: Insect Physiology (K. D. Roeder ed.), John Wiley & Sons, Inc., New York.
Edwards, L. J. 1970 Oxygen consumption by the corn earworm, *Heliothis zea*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*

63: 773—7.

Keister, M. et al. 1964 Respiration—Some exogeous and endogenous effects on rate of respiration. pp. 617—58. In: Physiology of Insecta (M. Rockstein ed.), Academic Press, New York.

Wiegert, R. G. (ed.) 1976 Ecological Energetics. Dowden Hutchinson and Ross Inc., Stroudsburg, Pa., p. 156.

Young, S. R. 1979 Respiratory metabolism of *Alaskozetes antarcticus*. *J. Insect Physiol.* **25**: 361—9.

Ziser, S. W. et al. 1979 The rate of oxygen consumption by *Eucelatoria* sp. in relation to larval development and temperature. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **72**: 540—3.

RESPIRATORY METABOLISM OF THE COTTON BOLLWORM, *HELIOTHIS ARMIGERA* (HÜBNER)

Wu Kun-jun Gong Pei-yu

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

Respiratory rate throughout immature stages of the cotton bollworm (*Heliothis ormigera)* was measured at 29°C with Warburg manometry. A regular change in metaboliscm rate, expressed as microliter O_2 per milligarm fresh body weight per hour, occurs in the course of development within each larval instar. When developmental state is similar, oxygen consumption of the larvae of the same instar is linerly related to fresh body weight while a linear relationship between log oxygen consumption and log fresh body weight exists during the whole larval stage. Because of the minute size and great activity of the newly hatched larvae, their metabolicm rates reached the highest level and then progressively decreased from one instar to the next. Metabolism rate of pupa follows the classic U- shaped pattern reported in other insects and is apparently independent of changes in weight. Fertilized eggs of 2 days old have a mean metabolism rate of 1.59 μ l/g/hr. The respiratory quotient throughout immature stages varies from 0.96 for egg to 0.75 for pupa.

A linear relationship between log metabolism rate of larva and reciprocal of the absolute temperature over the range 293—318°K is observed and Q_{10} for them, calculated by equation fitted, is close to 2.

Possible causes for steady decrease in metabolism rate during larval stage are analyzed and discussed. Comparison of respiratory metabolism between *H. armigera* and *H. zea* is also made.

Key words cotton bollworm—*Heliothis armigera*— respiratory metabolism—oxygen consumption.